第38卷 第4期
2021年7月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 38 No. 4
Jul. 2021

不同降雨频次对粗枝猪毛菜生育期化学计量特征的影响

孙 晶[1,2,3]， 任 雯[1,2]， 杜 澜[1,2]， 郑新军[1,2]， 李 彦[1,2]， 赵 金[1,2]

（1. 中国科学院新疆生态与地理研究所，荒漠与绿洲生态国家重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830011；
2. 中国科学院阜康荒漠生态系统研究站，新疆 阜康 831500；3. 中国科学院大学，北京 100049）

摘 要：降水格局变化下，研究植物各器官碳（C）、氮（N）、磷（P）化学计量特征和养分传输通路的构建，有助于理解C、N、P元素分配规律，对本土植物的生存和延续具重要意义。本研究设置4个降水处理：每月增水1次20 mm（W1）、每月增水2次，每次10 mm（W2）、每月增水4次，每次5 mm（W4）和自然降水作为对照（CK）。探讨荒漠植物粗枝猪毛菜（*Salsola subcrassa* M. Pop.）不同器官（叶、茎、果）C、N、P化学计量特征及其中性洗涤纤维（Neutral Detergent Fiber，NDF）、酸性洗涤纤维（Acid Detergent Fiber，ADF）、酸性洗涤木质素（Acid Detergent Lignin，ADL）含量的差异，以期揭示降水模式变化对典型荒漠植物养分获取的影响。结果表明：（1）各降水频次下，随植株生长，粗枝猪毛菜叶片和果中N含量均逐渐减少，但茎中逐渐增多。与CK相比，W4处理提高了叶片、茎及果在整个生育期内的N含量；叶片和茎中P含量随植物生长均逐渐减少，但果中逐渐增多，与其他处理相比，W4处理提高了茎和果在整个生长时期内P含量。（2）各降水处理下，叶片和茎中C∶N值随时间的推移均呈先增后减趋势，其C∶P和N∶P值逐渐增大，果中C∶N与C∶P值较稳定，而果中N∶P值逐渐减小。与其他处理比，W4处理显著增大了叶片和果在果实成长期内的N∶P值（$P<0.05$）。整体上，与CK相比，其余各频次降水均优化了粗枝猪毛菜的养分分配策略。（3）随植株生长，其叶片和茎的NDF、ADF及ADL含量均显著增加（$P<0.05$）且叶片在不同时期同一处理下均达到差异显著（$P<0.05$），与其他处理比，仅W4处理增加了茎和果在果实成长期的ADF含量。综上，W4处理下粗枝猪毛菜的养分分配更利于促进植株生长，表明该植物在高频次、小量级降雨下更利于优化养分分配、完成生活史。

关键词：粗枝猪毛菜；不同降雨频次；养分利用策略；生态化学计量

我国西北地区以干旱缺水、地表蒸发强烈为基本特征，降水事件通常以脉冲形式发生，其发生持续时间和降水强度等特征有较大的差异[1-2]，水分是该地区限制植物生长的主要因子。为适应极端干旱的气候条件，植物往往形成特有的生理活动或繁衍方式[3]。有研究表明，减少降雨量能够提高荒漠草原植物叶片养分摄取能力而对叶片化学计量比的影响较小，而增加降雨量有助于增强植物叶片养分回收，使植物叶片元素化学计量平衡发生明显变化[4]。廖玉静等[5]通过对不同水分梯度下小叶章（*Deyeuxia angustifolia*）地上构件养分的研究发现，一定范围内供水，小叶章的N∶P比值随供水量的增加而增大。有研究表明只有在养分充足的条件下，水分才是主要限制因子，干旱区植物相比于湿润区植物拥有更高的氮含量[6]。James等[7]认为在年降水量<300 mm的条件下，N与P共同限制植物的生长，而在年降水量<200 mm的地区，有限的水分与养分共同制约着植物的生长[8]。不难发现，植物体内主要养分限制元素存在较大的时空差异，正是这种独有的养分策略保证了植物对持续环境变化的有效适应[9]。目前，关于荒漠生态系统在降雨量变化下的生态化学计量研究已较为充分[10]，但关于改变降雨频次对荒漠植物化学计量特征方面的研究相对缺少。

收稿日期：2020-10-27； **修订日期：**2020-12-29
基金项目：新疆维吾尔自治区重点实验室开放课题（2017D04012）；中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDJ-SSW-DQC014)；西部青年学者B类课题（2019-XBQNXZ-B-003）
作者简介：孙晶（1995-），女，硕士研究生，主要从事干旱区植物水分关系研究. E-mail: 3282824023@qq.com
通讯作者：郑新军. E-mail: zhengxj@ms.xjb.ac.cn

碳水化合物是植物生理活动的主要能源物质和结构框架构建的物质基础,其在植物体中一般以两种形态存在,一种是非结构性碳水化合物(Non-Structure Carbohydrate,NSC),另一种是结构性碳水化合物(Structural Carbohydrates,SC)[11]。大量研究表明植物养分含量与NSC存在关联,如N是植物叶绿体的主要构成元素,其含量的多少和叶片碳同化及产生NSC的能力密切相关[12];P是植物蛋白质合成中的关键元素,能够影响植物的光合能力与NSC产量[13],进而影响植物体非结构性物质的含量。SC主要包括纤维素、半纤维素及木质素,是植物结构框架构建的物质基础[14]。而植物的细胞壁能够起到固定细胞形态、进而影响养分运输及生殖活动等作用[15],表明SC对确保植株的生长发育有重要意义。有研究发现,在干旱胁迫下,SC中的纤维素和木质素常常会勾结成网状以增加细胞壁疏水性与机械强度,确保植物养分与水分的正常运输[16]。此外,长期遭受干旱胁迫会造成植物细胞壁结构发生改变,包括纤维素、半纤维素及木质素等组成成分含量及分配比例的变化,借此在水势降低时能维持植物生长[17]。目前,尽管学者们在水分变化下对SC含量及生理活动变化特征的影响方面开展了大量研究,但关于降水频次变化如何影响植物各器官的SC含量及分配特征仍需探讨。此外,将植物纤维素、半纤维素及木质素视作养分传输通路构建性状与植物化学计量特征相结合来探究降水环境变化下植物养分策略的研究也比较匮乏。

本研究在古尔班通古特沙漠南缘开展,拟选取研究区内具有较强耐盐性、耐旱性的草本建群种粗枝猪毛菜为研究对象,探讨不同降雨频次下,其叶片、茎和果中化学计量比特征及纤维素、半纤维素、木质素及非结构性物质含量分配动态。试图揭示其营养元素化学计量特征和养分分配策略,以期为荒漠植物草本层的保育提供参考依据。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

本研究依托于中国科学院阜康荒漠生态系统研究站(44°17′N,87°56′E)进行。研究区位于古尔班通古特沙漠南缘,属温带大陆性干旱气候,夏季干热、冬季寒冷且有稳定降雪[18-19]。年均气温约6.6 ℃,海拔475 m,年降水量70~180 mm,年潜在蒸发量约为1000 mm[20]。水源主要为山地河流、冰川积雪融水及降雨等,地下水类型为松散岩类孔隙水。土壤类型为盐化灰漠土或龟裂状灰漠土,土壤质地为轻壤且有板结现象[21]。梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白梭梭(*Haloxylon persicum*)为当地建群种,伴生种包括沙滨藜(*Atriplex dimorphostegia*)、钠猪毛菜(*Salsola nitraria*)等多种草本植物[19]。粗枝猪毛菜为一年生草本植物,依据对粗枝猪毛菜物候变化的观察,我们发现3—6月为出苗生长期,6—7月为花果期,7—8月果实成长期,而9—10月种子趋于成熟。

1.2 降水量的选取

通过分析中国科学院阜康荒漠生态系统研究站气象站2010—2015年的降水数据(图1),发现6 a间大部分降雨以≤5 mm的降雨事件为主,该雨量的降雨频次共211次,在1~5 mm之间的降雨频次共108次,>5 mm的降雨总共65次,在5~10 mm的降雨频次共计36次,在10~20 mm的降雨频次仅14次,而>20 mm的降雨频次有15次。而月平均最大降雨量在20 mm左右,故将5 mm降雨作为降雨量的基础量,20 mm降雨作为最大降雨量。

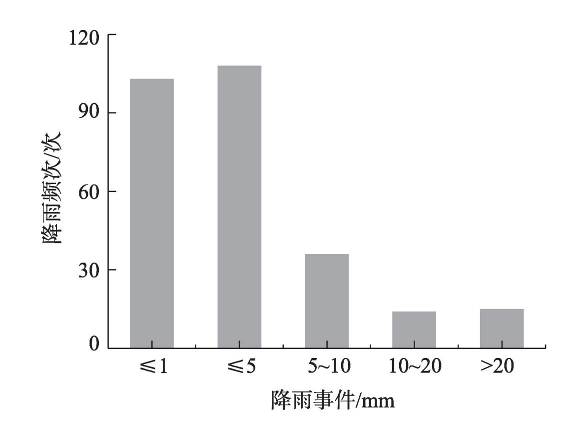


图1 中国科学院阜康荒漠生态系统研究站2010—2015年不同降雨量的频次统计

Fig. 1 The frequency of different amount of precipitation from 2010–2015 in Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences

1.3 试验设计

试验在中国科学院阜康荒漠生态系统研究站东部原生盐碱地开展,于2017年5月6日选取粗枝猪毛菜长势相似、植株密度相对均匀区域,随机设置1 m×1 m样方24个,样方间距保持15~25 m留作

缓冲带。试验包括4种降水处理：每月增水1次20 mm(W1)、每月增水2次，每次10 mm(W2)、每月增水4次，每次5 mm(W4)和自然降水作为对照(CK)。试验于当年5月10日开始在每个施加降水日的傍晚19:30—21:30，用自动喷水器(MZ911-ZKQ2-40)在相应样方进行降雨处理。本研究所采用的自动喷水器与农用喷雾器喷水过程类似，能够有效避免地表径流出现而对降雨添加产生误差。

通过对2017年的降雨数据分析得出，在试验期间所在研究区自然降雨主要集中于6—8月，年均降雨量多在150~200 mm，≤5 mm占全年总降雨量的82%以上，>10 mm仅4%左右，随降雨量级增加，降雨事件发生的概率越小，降雨间隔也越大。各降水处理是在5月10日至9月25日，具体分别是：W1于当年5月10日至9月10日的每个月10日进行施加；W2于5月10日至9月24日每个月的10日和24日进行施加；W4于5月10日至9月24日每个月的10日、14日、19日及24日进行施加。其中，每个处理设6个重复且在每个样方标记5株粗枝猪毛菜作为长期观测植株。

1.4 样品收集和测定

于2017年6月25日(生长期)、7月25日(花果期)、8月25日(果实成长期)、9月25日(种子成熟期)在试验区以收获法[22]随机采取每个样方内除已标记5株外的其他6株粗枝猪毛菜地上部分，迅速带回实验室进行叶片、茎及果分离，于105 °C杀青30 min，65 °C烘干48 h。之后将植物样品放入球磨仪磨碎，再装入样品盒放置于阴凉干燥处保存待测。样品测定全部在阜康荒漠生态系统研究站内的实验室进行，C含量的测定利用高温外热重铬酸钾氧化-容量法进行；TN的测定采用凯氏定氮法；TP含量的测定采用钼锑抗比色法[23]。植物NDF、ADF及ADL含量的测定采用半自动纤维分析仪(ANKOM Technology，USA)测定。本研究将SC定义为纤维素、半纤维素及木质素的总和(NDF+ADF+ADL)，非结构性物质为除结构性碳水化合物外的物质总和(1-SC)。

1.5 数据分析

本研究用Origin 2018作图，单因素方差分析和多因素方差分析均在SPSS 22.0中进行，各指标在同时期各处理和生育期内的差异显著性，均在Minitab 19.0中选用Fisher多重比较，显著性水平设为0.05。文中数据展示均采用平均值±标准误(n=6)。

2 结果与分析

2.1 降雨频次对粗枝猪毛菜化学计量、NDF、ADF及ADL的影响

从表1可以看出，降雨频次对粗枝猪毛菜的N含量、C:N及NDF含量均有极显著影响($P<0.001$)，对ADF含量有显著影响($P<0.05$)。生育期、器官及生育期×器官对各指标均有极显著影响($P<0.001$)。降雨频次×生育期仅对N含量极显著影响($P<0.001$)。降雨频次×器官仅对N含量和NDF有影响($P<0.05$)。降雨频次×生育期×器官仅对N含量有显著影响($P<0.05$)。

2.2 降雨频次对粗枝猪毛菜C、N及P含量的影响

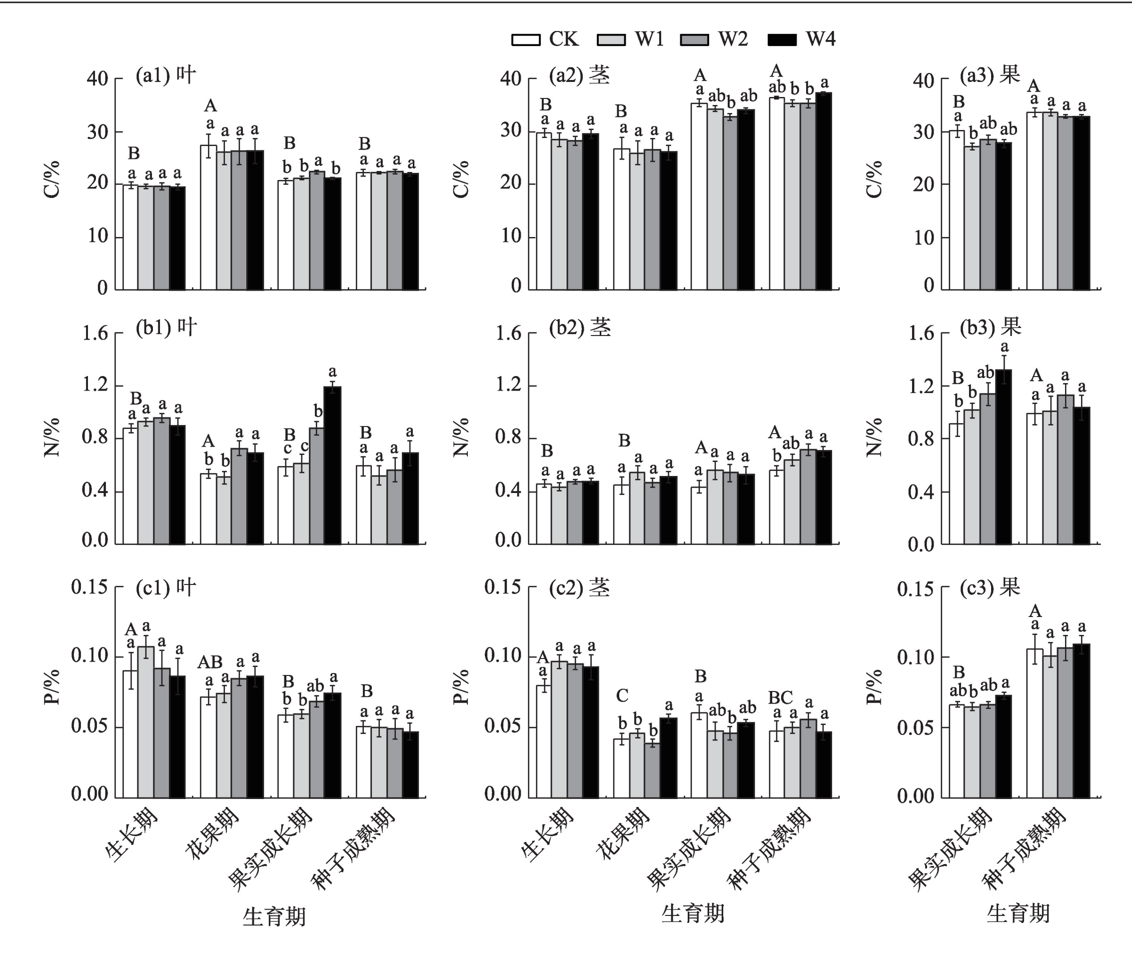
粗枝猪毛菜各器官C含量受降水量和降水频次的影响较小，N含量和P含量受其影响较大(图2)。叶片、茎、果C含量变化范围分别为19.45%~

表1 降雨频次、生育期、器官对粗枝猪毛菜各指标影响的多因素方差分析

Tab. 1 Results of three-way ANOVA on the effects of precipitation frequency, growth stages and organs on *S. subcrassa*

指标	降雨频次	生育期	器官	降雨频次×生育期	生育期×器官	降雨频次×器官	降雨频次×生育期×器官
C	1.09	574.41***	947.12***	0.12	355.88***	0.49	0.46
N	14.13***	172.84***	65.59***	4.22***	162.10***	2.61*	1.89*
P	1.03	45.74***	95.83***	1.31	181.33***	0.27	0.97
C:N	6.50***	26.02***	336.29***	0.74	26.03***	1.83	0.93
C:P	0.61	98.14***	236.30***	1.39	16.20***	0.19	1.46
N:P	3.32	71.26***	39.08***	1.18	28.09***	1.78	0.58
NDF	8.25***	806.87***	4885.14***	1.06	289.60***	3.56**	1.09
ADF	2.67*	73.84***	673.85***	1.07	18.22***	1.56	0.83
ADL	1.60	218.16***	688.60***	0.90	28.03***	1.74	0.78

注：*表示$P<0.05$，**表示$P<0.01$，***表示$P<0.001$。下同。



注:小写字母表示同一生育期不同处理间在0.05水平上差异显著,大写字母表示不同生育期CK处理下在0.05水平上差异显著,无显著差异未标出。所有数据均为平均值±标准误(n=6)。下同。

图2　降雨频次对粗枝猪毛菜不同生育期内养分含量的影响

Fig. 2　Effects of precipitation frequency on nutrient content of *S. subcrassa* in different growth stages

27.26%、25.90%~37.15%和27.05%~33.59%。在整个生育期,各器官C含量相比总体:茎＞果＞叶片,各降水处理叶片、茎、果C含量变化均较为稳定且随植株生长C含量略有增加。

叶片N含量变化范围为0.50%~0.96%,与其他处理相比,W2和W4处理显著增加了在花果期和果实成长期叶片N含量(P<0.05)。茎N含量变化范围为0.43%~0.72%,与其他处理相比,W2和W4处理显著增加了在种子成熟期茎N含量(P<0.05)。果中N含量变化范围为0.91%~1.32%,与其他处理相比,W4处理显著增加了在果实成长期果中N含量(P<0.05)。在整个生长时期,各器官N含量相比总体:果＞叶片＞茎,叶片和果N含量随植株生长总体均呈减少趋势,而茎N含量呈增加趋势。

叶片P含量变化范围为0.05%~0.11%,与其他处理相比,W4处理显著增加了在果实成长期叶片P含量(P<0.05)。茎P含量变化范围为0.04%~0.10%,与其他处理相比,W4处理显著增加了在花果期茎中P含量(P<0.05)。果P含量变化范围为0.06%~0.12%,与W1处理相比,W4处理显著增加了在果实成长期果中P含量(P<0.05),但其他处理变化均不显著(P＞0.05)。在整个生长阶段,各器官P含量相比总体:果＞叶片＞茎,叶片和茎P含量随植株生长均呈减少趋势,果中P含量则呈增加趋势。

2.3　降雨频次对粗枝猪毛菜化学计量特征的影响

粗枝猪毛菜叶片C:N值变化范围为17.92~66.50。与其他处理相比,W2和W4处理显著减小了在果实成长期叶片C:N值(P<0.05)(图3)。茎C:N值变化范围为50.29~88.90。与CK相比,W2和W4处理显著减小了在种子成熟期茎C:N值(P<0.05),而W1处理其值变化不明显。果C:N值变化范围为21.50~36.90。与CK相比,其他各处理均显著减小

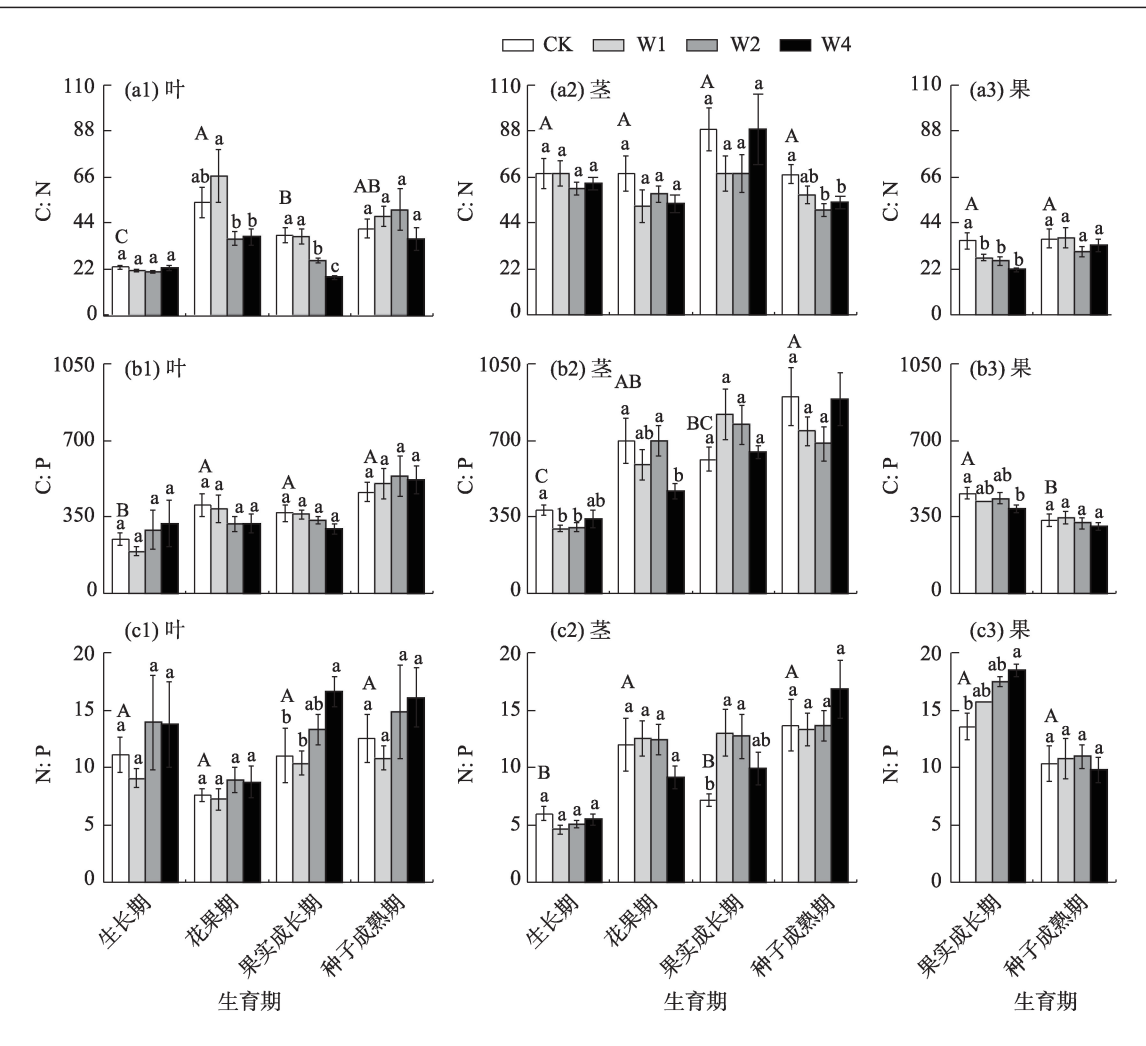


图3 降雨频次对粗枝猪毛菜不同生育期内化学计量比的影响

Fig. 3 Effect of precipitation frequency on stoichiometric proportion of *S. subcrassa* in different growth stages

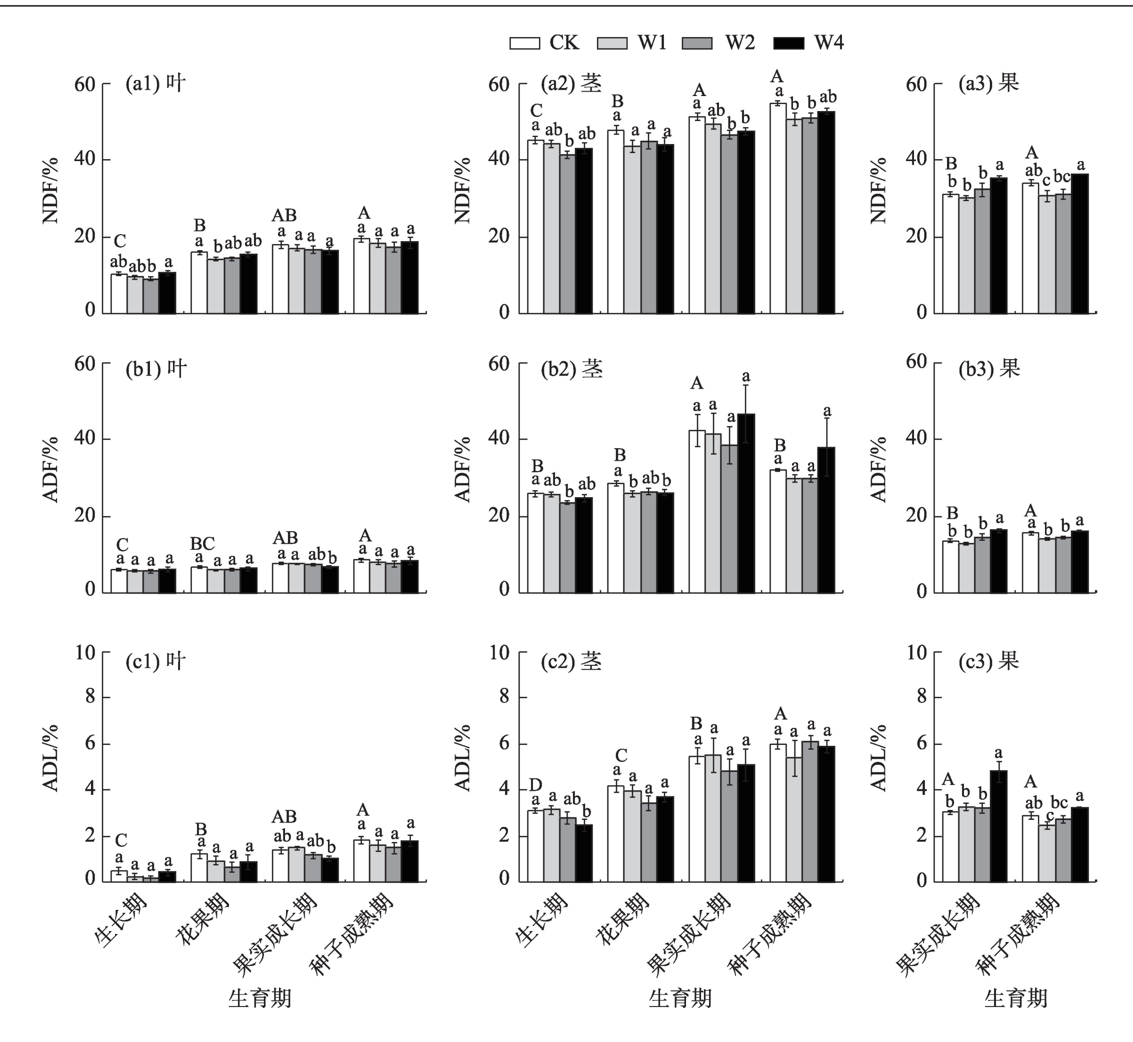
了在果实成长期果C:N值(P<0.05)。在整个生育期,各器官C:N值大小相比总体:茎>叶片>果。随植株生长,叶片C:N值总体呈增大趋势,茎中呈先增大后减小趋势,而果中其值波动较小。

叶片C:P变化范围为192.9~538.6。各处理对叶片C:P值均无显著影响(P>0.05),在生长期叶片中C:P显著低于其他各时期(P<0.05)。茎C:P值变化范围为295.6~901.0。与其他处理相比,W4处理显著降低了在花果期茎中C:P值(P<0.05)。果C:P值变化范围为307.0~457.6。与其他处理相比,W4处理显著降低了在果实成长期茎中C:P值(P<0.05)。在整个生长时期,各器官C:P值大小相比总体,茎>果及叶片。随植株生长,叶片和茎C:P值总体呈增大趋势,而在果中其值则呈减小趋势。

叶片N:P值变化范围为7.2~16.6。与CK处理相比,W4处理显著增大了在果实成长期叶片N:P值(P<0.05),而W1和W2处理对其值影响较小(P>0.05)。茎N:P值变化范围为4.6~16.8。与CK处理相比,W1和W2处理显著增大了在果实成长期茎N:P值(P<0.05),而W4处理对其值影响较小(P>0.05)。果N:P值变化范围为9.8~18.5。与CK处理相比,W4处理显著增大了在果实成长期果中N:P值(P<0.05),而W1和W2处理对其值影响较小(P>0.05)。在整个生长阶段,各器官N:P值相比波动不大。随时间推移,植株叶片和茎N:P值总体呈增大趋势,而在果中其值则呈减小趋势。

2.4 降雨频次对粗枝猪毛菜NDF、ADF、ADL含量及非结构性物质的影响

随着粗枝猪毛菜的生长,在各降水处理下其NDF、ADF及ADL含量在叶片和茎中均呈增加趋势,在果中变化较小,其含量分配:茎>果>叶片(图4)。粗枝猪毛菜叶片NDF含量在9.08%~19.46%。与其他时期相比,在快速生长期叶片中NDF含量明显较少(P<0.05)。茎NDF含量在



注:NDF为中性洗涤纤维;ADF为酸性洗涤纤维;ADL为酸洗木质素。

图4 降雨频次对粗枝猪毛菜不同生育期内NDF、ADF和ADL含量的影响

Fig. 4 Effects of precipitation frequency on NDF, ADF and ADL contents of *S. subcrassa* in different growth stages

41.43%~54.96%。与其他处理相比,W2和W4处理均明显降低了在果实成长期茎NDF含量($P<0.05$)。果中NDF含量在30.12%~36.31%。与其他处理相比,W4处理明显增加了在果实成长期果中NDF含量($P<0.05$)。

不同频次降雨处理下,粗枝猪毛菜叶片ADF含量在5.63%~8.59%。与后两个时期相比,在快速生长期叶片中ADF含量明显较少($P<0.05$)。与CK处理相比,W4处理明显降低了在果实成长期叶片中ADF含量($P<0.05$),而其他各处理变化较小。茎中ADF含量在23.54%~46.62%。与其他时期相比,在果实成长期茎中ADF含量明显较高($P<0.05$)。与其他处理相比,W2处理显著降低了在生长期茎中ADF含量($P<0.05$),而W1和W4处理显著降低了在花果期其含量($P<0.05$)。果中ADF含量在12.88%~16.32%。与其他处理相比,W4处理明显增加了在果实成长期果中ADF含量($P<0.05$)。与其他处理相比,W1和W2处理均显著降低了在种子成熟期果中ADF含量($P<0.05$)。

不同频次降雨处理下,粗枝猪毛菜叶片ADL含量在0.15%~1.83%。与其他时期相比,在快速生长期叶片中ADL含量明显低于其他各时期($P<0.05$)。茎中ADL含量在2.46%~5.51%之间,在各时期其含量均差异明显($P<0.05$)。与其他处理相比,W4处理显著降低了在生长期茎中ADL含量($P<0.05$)。果中ADL含量在2.45%~3.24%。与其他处理相比,W4处理显著增加了在果实成长期果中ADL含量($P<0.05$)。

不同频次降雨处理下,粗枝猪毛菜叶片和茎中非结构性物质含量随植株生长总体均呈减少趋势,而在果中其含量变化较小,其含量分配:叶片>果>茎(图5)。与CK处理相比,其他各处理均明显增

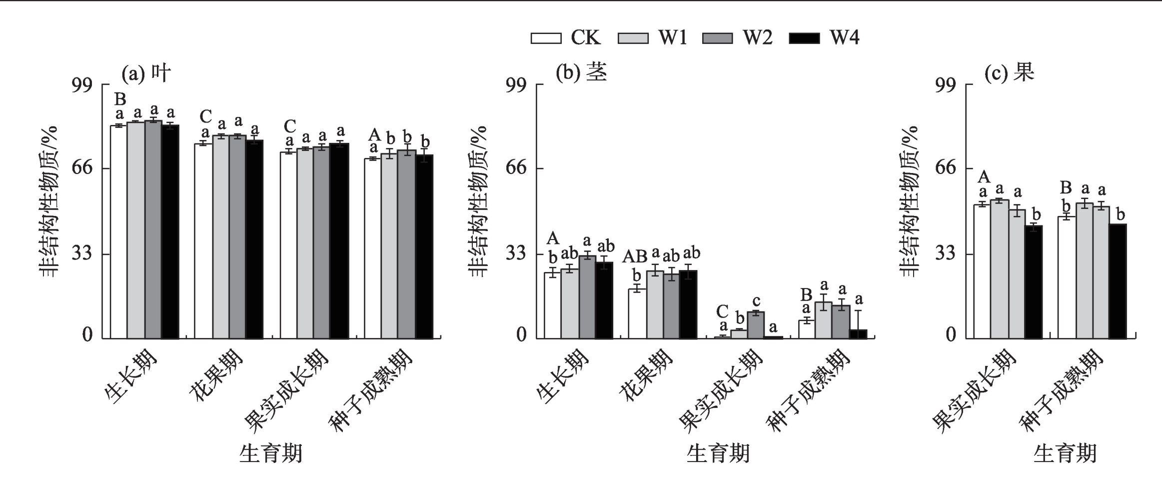


图5 降雨频次对粗枝猪毛菜不同生育期内非结构性物质含量的影响

Fig. 5 Effects of precipitation frequency on non-structural substances contents of *S. subcrassa* in different growth stages

加了在种子成熟期叶片中非结构性物质的含量(P<0.05)。与其他处理相比,W2处理明显增加了在生长期茎中非结构性物质的含量(P<0.05),W1处理明显增加了在花果期茎中其含量(P<0.05),而W1和W2处理均显著增加了在果实成长期茎中其含量(P<0.05)。

3 讨 论

3.1 降雨频次对粗枝猪毛菜C、N及P含量的影响

水分变化会影响植物体有机碳、全氮、全磷的吸收、传送、分配及储存等,进而改变植物器官的养分含量[24]。本研究发现,随降雨频次的增加,粗枝猪毛菜器官中C含量变化不大,这可能是因为C在植物体内具有较好的稳定性[25]且植株器官中碳素占比较大,故碳素含量的差异没有表现出来。而植株N含量和P含量随降水频次的增加,其含量变化均较大,这可能是因为N和P是植物体主要的功能性物质,受自然环境影响较大[26]。植物各器官由于需执行功能的不同,而导致养分含量存在差异[27]。本研究中,各器官间N含量和P含量高低排序均为果>叶片>茎。

草本植物在生长期,叶片细胞急速分裂,植物则会调整养分需求以输运更多的N、P物质合成蛋白质和核酸,使植物叶片在初期N、P含量较高[28]。本试验中,与其他时期比,生长期粗枝猪毛菜叶片N、P含量较高,而随时间推移叶片中N含量和P含量逐渐降低,这可能由于在生长期叶片生长代谢旺盛,需要大量的蛋白质和核酸满足其生长,提高了N和P浓度[28],但随植株衰老,细胞含水量减少,酶活性降低,蒸腾作用等生理效应减弱,降低了其对营养元素的吸收、传导及同化能力[29]。此外,不同降水频次下,与W4相比,CK、W1及W2处理植株叶片中N含量在整个生育期内变化规律也与上述研究相似,而W4处理下叶片N含量在果实成长期达到最大值,这可能是因为不同频次降雨影响了叶细胞的分裂能力,而高频次、小量级降水可将这种能力最大化。试验表明,生长期叶片中N和P累计较多,使得叶面积增加,促进光合作用,当果实趋于成熟,叶片中N和P累积较少,茎部N累计增加而P累积减少,N和P逐渐迁移至果实中。这可能与植株在生长发育过程中各器官间养分迁移有关[30]。

3.2 降雨频次对粗枝猪毛菜化学计量比的影响

生长速率理论是生态化学计量学的基本理论之一,主要强调有机体在生长发育过程中面对外界环境变化时,通过调整内部化学计量比以适应自身生长速率变化[31]。故可以通过C、N、P养分比值的变化来判断限制植物生长、发育或繁殖的元素类型和植物对营养的利用效率[32]。本研究中,各降水处理下粗枝猪毛菜叶片和茎中C:N值在整个生育期内随植株生长均呈先增大后减小趋势,其C:P值趋于增加,而果中其值变化不明显。这种趋势可能是因为在生长期植物具有快速的生长能力,使得体内N的分解速度和释放量相比要小于C,造成了比值的上升,后期随植株的衰老,造成了部分比值的下降。各降水处理下,植株叶片和茎中N:P值在整个

生育期内随时间推移逐渐增大,与其他处理相比,W4处理显著增大了植株叶片和果在果实成长期的N:P值(P<0.05),表明其生长受N限制的程度随植株生长趋加重化,而高频次、小量级降水使受N限制的倾向更严重。

从降水变化对植物生态化学计量特征影响的内在机理而言,降水增加及降水频次增加都有可能导致土壤中元素的流动性加快,提高植物根系吸收与向地上部分运输元素的能力[33],甚至还会增强植物和土壤间阳离子的交换能力,提高植株的利用率,从而导致植物各器官中元素分配的不对称性。本研究发现,与CK相比,W2和W4处理均增加了粗枝猪毛菜叶片和果中N:P值,这可能与降水频次的增加有关。

3.3 降雨频次对粗枝猪毛菜NDF、ADF、ADL、非结构性物质的影响及其与化学计量特征间的关系

植物SC主要由强化植物机械组织和硬化细胞壁的纤维素、半纤维素、木质素构成[13]。通常SC含量越高越利于植物运输水分[34],使其在干旱生境中存活的时间更长。本研究中,粗枝猪毛菜叶片、茎、果中NDF、ADF、ADL含量不同,其基本分配关系为:茎>果>叶片(图4,P<0.05)。这可能因为相比于叶片与果,植物的茎干起着主要的水分和养分传输作用。N含量的多少与产生NSC的能力密切相关,而P不仅用于满足核糖体合成蛋白质,且对植物光合产物的积累及运输是不可或缺的[12,35]。本研究中,与其他处理相比,W4处理显著提高了粗枝猪毛菜在果实成长期叶片N和P含量(P<0.05),同时降低了同期叶片中SC含量,增加了非结构性物质含量。这可能是因为在高频次、小量级降雨的影响下,粗枝猪毛菜的化学计量特征与其植株的碳水化合物存在一定程度的耦合。

不同降雨频次下粗枝猪毛菜各器官之间SC含量呈现出较大差异。在叶片中,与CK处理相比,其他处理总体均降低了在整个生育期叶片中NDF、ADF、ADL含量。这可能因为水分过多在一定程度上限制了与SC等生物合成有关的酶[36],从而改变其细胞壁中木质素含量来增强植株细胞木质化程度,抵御不良外界环境的侵袭。此外,与CK处理相比,其他各处理均显著增加了在种子成熟期叶片中非结构性物质的含量(P<0.05),这可能因为适量增雨能够促进植株的光合速率,从而有利于植物体内非结构性物质的合成[37]。在茎中,与CK处理相比,其他各处理总体上均降低了同期植株的NDF和ADL含量,W1和W2处理均降低了植株在整个生长期茎中ADF含量,但W4处理增加了在果实成长期和种子成熟期茎中ADF含量。而茎中的非结构物质含量变化与同期NDF、ADF、ADL含量变化相反。说明植株受到水分胁迫时,首先会抑制植株的生长,该结果可能因为植物体自身SC含量的降低而阻止组织细胞的延伸过程所造成。在果中,与其他处理相比,W4处理显著增加了在果实成长期NDF、ADL及ADF含量(P<0.05),而果中的非结构物质含量变化与同期NDF、ADF及ADL含量变化相反。这可能因为高频次、小量级降水能够促进植株生长,加快组织细胞的延伸过程。

4 结 论

根据我们对古尔班通古特沙漠东南缘典型荒漠植物粗枝猪毛菜整个生活史各器官在不同降雨频次条件下化学计量特征的初步研究发现,与其他处理相比,W4降水处理能够明显增加部分时期植株叶片、茎、果中N含量、增大N:P值及增加果中NDF、ADF和ADL含量。本研究发现降水频次较高的小量级降雨较利于粗枝猪毛菜的生长,而不同发育阶段各营养器官对养分需求的差异可能是造成其水分利用效率不同的重要因素。这为今后进一步研究荒漠区植被对营养元素的吸收利用情况及其在干旱条件下对环境的适应性提供了参考。

参考文献(References):

[1] Gong D Y, Shi P J, Wang J A. Daily precipitation changes in the semi-arid region over northern China[J]. Journal of Arid Environments, 2004, 59(4): 771-784.

[2] Jankju-Borzelabad M, Griffiths H. Competition for pulsed resources: An experimental study of establishment and coexistence for an aridland grass[J]. Oecologia, 2006, 148(4): 555-563.

[3] 褚建民. 干旱区植物的水分选择性利用研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2007. [Chu Jianming. Studies on Selective Utilization of Water by Plants in Aridland Region[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2007.]

[4] 黄菊莹, 余海龙, 刘吉利, 等. 控雨对荒漠草原植物、微生物和土壤C、N、P化学计量特征的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(15): 5362-5373. [Huang Juying, Yu Hailong, Liu Jili, et al. Effects of

precipitation levels on the C:N:P stoichiometry in plants, microbes, and soils in a desert steppe in China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(15): 5362−5373.]

[5] 廖玉静, 宋长春, 王丽. 不同水分梯度下小叶章地上构件C, N, P含量动态分析[J]. 水土保持通报, 2011, 31(2): 52−56. [Liao Yujing, Song Changchun, Wang Li. C, N, and P dynamics in aboveground parts of *Calamogrostis angustifola* under different water conditions[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2011, 31(2): 50−56.]

[6] Perry R A, Goodall D W. Arid-land ecosystems: Structure, functioning and management[J]. Journal of Arid Environments, 1981, 4(3): 271−272.

[7] James J J, Tiller R L, Richards J H. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community[J]. Journal of Ecology, 2005, 93(1): 113−126.

[8] Wesche K, Ronnenberg K. Effects of N P K fertilisation in arid southern Mongolian desert steppes[J]. Plant Ecology, 2010, 207(1): 93−105.

[9] Yang Y H, Luo Y Q. Carbon: Nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development[J]. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(2): 354−361.

[10] Yang H M, Wang D M. Advances in the study on ecological stoichiometry in grass-environment system and its response to environment factors[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2011, 20(2): 244−252.

[11] 孟敏. 干旱胁迫对连翘幼苗器官中碳水化合物分配的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019. [Meng Min. Effects of Drought Stress on the Allocation of Carbohydrates in Organs of *Forsythia suspensa* Saplings[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2019.]

[12] Chapin F S, Mstson P A, Mooney H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology[M]. New York: Springer, 2002: 298.

[13] Mc Groddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. Ecology, 2004, 85(9): 2390−2401.

[14] Li M, Hoch G, Körner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss tree-line[J]. Trees, 2002, 16(4−5): 331−337.

[15] 路倩倩, 梁晨霄. 植物细胞壁的组成[J]. 生物技术世界, 2016, 8(2): 302. [Lu Qianqian, Liang Chenxiao. The composition of cell walls in plants[J]. Biotech World, 2016, 8(2): 302.]

[16] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185−212.

[17] Moore J P, Vicre-Gibouin M, Farrant J M, et al. Adaptations of higher plant cell walls to water loss: Drought vs desiccation[J]. Physiologia Plantarum, 2008, 134(2): 237−245.

[18] Xu H, Li Y, Xu G, et al. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation[J]. Plant, Cell and Environment, 2007, 30(4): 399−409.

[19] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点[J]. 生态学报, 2002, 22(11): 1923−1932. [Zhang Liyun, Chen Changdu. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut sandy desert[J]. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(11): 1923−1932.]

[20] 周宏飞, 李彦, 汤英, 等. 古尔班通古特沙漠的积雪及雪融水储存特征[J]. 干旱区研究, 2009, 26(3): 311−316. [Zhou Hongfei, Li Yan, Tang Ying, et al. The characteristics of the snow-cover and snow melt water storage in Gurbantunggut Desert[J]. Arid Zone Research, 2009, 26(3): 312−316.]

[21] 罗廷彬, 任崴, 谢春虹. 新疆盐碱地生物改良的必要性与可行性[J].干旱区研究, 2001, 18(1): 46−48. [Luo Tingbin, Ren Wei, Xie Chunhong. Necessity and feasibility of biotic improving the saline and alkaline land in Xinjiang[J]. Arid Zone Research, 2001, 18(1): 46−48.]

[22] 木村允. 陆地植物群落的生产量测定[M]. 姜恕 译. 北京: 科学出版社, 1981. [Mu Cunyun. Production Measurement of Land plant Communities[M]. Jiang Nu Translation. Beijing: Science Press, 1981.]

[23] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. [Bao Shidan. Soil Agrochemical Analysis[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000.]

[24] Rouphael Y, Cardarelli M, Schwarz D, et al. Effects of Drought on Nutrient Uptake and Assimilation in Vegetable Crops[M]. Berlin: Springer, 2012.

[25] Reich P B, Olkesyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001−11006.

[26] Sterner R W, Elser J J, Vitousek P. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.

[27] 施家月, 王希华, 阎恩荣, 等. 浙江天童常见植物幼树器官的氮磷养分特征[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 2006, 24(2): 121−129. [Shi Jiayue, Wang Xihua, Yan Enrong, et al. Saplings nutrient characteristics of common plants in Tiantong National Forest Park[J]. Journal of East China Normal University (Natural Science Edition), 2006, 24(2): 121−129.]

[28] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 76−82. [Sun Shucun, Chen Lingzhi. Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling mountain region[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001, 25(1): 76−82.]

[29] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 等. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片C、N、P化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2012, 36(10): 1054−1061. [Li Zheng, Han Lin, Liu Yuhong, et al. C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(10): 1054−1061.]

[30] Lin Y, Sternberg L D L. Nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption of *Rhizophora mangle* leaves in south Florida, USA[J]. Bulletin of Marine Science, 2007, 80(1): 159–169.

[31] 智颖飙, 刘珮, 马慧, 等. 中国荒漠植物生态化学计量学特征与驱动因素[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2017, 48(1): 97–105. [Zhi Yingbiao, Liu Pei, Ma Hui, et al. The eco-stoichiometric characteristics and driving factors of desert plants in China[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2017, 48(1): 97–105.]

[32] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency[J]. The American Naturalist, 1982, 119(4): 553–572.

[33] Gonzalez-Dugo V, Louis Durand J, Gastal F. Water deficit and nitrogen nutrition of crops[J]. A Review, 2010, 30(3): 529–544.

[34] 徐宇强. 干旱胁迫下玉米自交系叶片木质素含量变化及其与耐旱性的关系[D]. 成都: 四川农业大学, 2008. [Xu Yuqiang. Change of Lignin Content in Leaf of Maize Inbred Lines Under Drought Stress and its Relationship with Drought Tolerance[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2008.]

[35] Warren C R, Adams M A, Chen Z L. Is photosynthesis related to concentrations of nitrogen and rubisco in leaves of Australian native plants[J]. Functional Plant Biology, 2000, 27(5): 407–416.

[36] Riccardi F, Gazeau P, Vienne D, et al. Protein changes in response to progressive water deficit in maize: Quantitative variation and polypeptide identification[J]. Plant Physiology, 1998, 117(4): 1253–1263.

[37] Mc Dowell N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality[J]. Plant Physiology, 2011, 155(3): 1051–1059.

Influence on stoichiometric characteristics during the growth period of *Salsola subcrassa* M. Pop. under different precipitation frequencies

SUN Jing[1,2,3], REN Wen[1,2], DU Lan[1,2], ZHENG Xinjun[1,2], LI Yan[1,2], ZHAO Jin[1,2]

(1. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 2. Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang 831500, Xinjiang, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China）

Abstract: In this study, the stoichiometric characteristics in plant organs and the construction of nutrient transmission pathways were studied under changing precipitation patterns to better significance to the survival of native plants. Four treatmentswere tested: Once a month by 20 mm rainfall(W1); twice a month with 10 mm rainfall each time(W2); and 4 times a month with 5 mm rainfall each time(W4) and natural precipitation(CK). We explored thestoichiometric characteristics of leaves, stems and fruitsof *S. subcrassa*, and also determined differences in its neutral detergent fiber(NDF), acid detergent fiber(ADF)and acid detergent lignin(ADL). The results showed that the N content in the leaves and fruits decreased under each treatments as the plant grew, but increased in stems. Compared with CK, the W4 increased the N contents in the organsduring the growth period; and the P content in the leaves and stems decreased with plant growth, but increased in fruits. The W4 increased the P content in the stems and fruits during the entire period compared to other treatments. Under each treatment, the C:N of the leaves and stems showed a trend of first increasing, then decreasing over time. The C:P and N:P increased, whereas the C:N and C:P in the fruit were stable. The N:P in the fruit decreased. The W4 significantly increased the N:P in the leaves and fruits during the fruit growth period(P<0.05) compared to the other treatments. Other treatments optimized the nutrient distribution strategy of plant compared to CK. As the plant grew, the NDF, ADFand ADL contents in the leaves and stems increased significantly(P<0.05); the significant difference was reached in leaves under the same treatment at different stages(P<0.05). Only W4 increased the ADF content of the stems and fruits during fruit growth. Results indicated that *S. subcrassawas* more conducive to optimizing nutrient distribution under W4.

Keywords: *Salsola subcrassa* M. Pop.; different precipitation frequency; nutrient utilization strategy; ecological stoichiometry